



TITLE:

# 偏微分とカタストロフ : 形態形成 (Topological Models in Biology)

AUTHOR(S):

宇敷, 重広

---

CITATION:

宇敷, 重広. 偏微分とカタストロフ : 形態形成 (Topological Models in Biology). 数理解析研究所講究録 1975, 252: 21-27

ISSUE DATE:

1975-09

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/105721>

RIGHT:

# 偏微分とカタストロフ ——形態形成——

宇敷 重広

『数理解析』1975, 9月号

サイエンス社

より再録



中国の影絵芝居

## 1. モデルとメタファー

自然科学において、現象を理解するのに、常に何らかの「モデル」が用いられる。数学的な微分方程式あるいは抽象的な記号などを現象と対応づけて、抽象的な論理と自然における現象との対応によって自然を「認識」するのである。このような認識の手段としての「モデル」は、それに含まれる変数や記号はすべて直接あるいは間接に自然における物質と関係づけられるものであるという特徴をもっている。「モデル」に対して「メタファー」と呼ばれる、「モデル」に似て非なるものがある。「メタファー」もやはり自然現象を「理解」するための手段であることにはかわりはないが、それに含まれる変数を現実と対応づけることが必ずしもできず、その振舞いが全体として自然の振舞いを「説明」するのである。「メタファー」の例としては、C.H. ウォディントンの「後生的風景」が典型的である（参考文献 1)）。もちろん、「モデル」と「メタファー」は厳密に区別されるわけではない。たいていは、これらの中間にあるものである。

## 2. 生化学と形態形成

生物の形態を「形成」するのは生化学的メカニズムによるのであろうが、形態の形成を「統御」するメカニズムについては、生化学的な機構をふまえた上で、一段階上のレベルにおいて考察しなければならない。個々の細胞がどのようにして種々の組織に分化して行くのかという問いの他に、これらの組織の空間的・時間的配置すなわち形態形成がいかんして達成されるのかという問題がある。この二つの問題は密接に関係しているが、その一方が解けたからと言って他方は自動的に解決されるというわけにはいかない。むしろこれらの問題は「独立」に近いのである。

## 3. R. Thom のモデル

ある生物たとえばカエルの卵の発生について考えてみよう。カエルの卵の微小領域を考えると、そこにおける状態は物理・化学的法則に従う生化学反応系であると考えることができよう。したがって、この点における「状態」は、そこでの生化学反応を記述する物理・化学法則すなわち一つの微分方程式によって代表されると考えられる。細胞の状態が安定であるならば普通の意味での状

態はこの微分方程式の安定平衡点になっている。

この微分方程式は、およそすべての生化学物質の濃度を未知関数とする超多変数の連立方程式系であるが、この方程式は、物理・化学的制約、たとえば酸素原子濃度＝一定など、を考慮すれば、ある集合上の微分方程式であると考えることができる。この集合は多様体であると仮定すれば、これは多様体上の微分方程式すなわち「力学系 (ダイナミカル・システム)」である。多様体はいろいろな変型をするのであるが、本質的な議論には関係しないので、ある一つの多様体として固定して考える。この多様体を  $M$  と書く。  $M$  上の力学系は種々あるが、このような力学系をすべて考え、それらのなす集合を  $\mathfrak{X}(M)$  であらわす。  $\mathfrak{X}(M)$  は無限次元のベクトル空間である。カエルの卵を  $D$  と書くことにする。時刻  $t$  のとき、  $D$  の各々の点に対して上に述べたような力学系を対応させれば、写像

$$F_t: D \rightarrow \mathfrak{X}(M)$$

が定義される。時間軸を  $T$  と書くことにする。各々の時刻  $t$  に対してこのような写像を考えれば、全体として一つの写像

$$F: D \times T \rightarrow \mathfrak{X}(M)$$

ができる。  $(x, t) \in D \times T$  に対して  $F(x, t) \in \mathfrak{X}(M)$  を、その時刻・部域における力学系とするのである。写像  $F$  とともに、もう一つの写像  $G$  を次のようにして定義する。時刻  $t$  における部域  $x$  の状態は安定平衡点と考えることができると述べたが、このようにして、その点での「生化学法則 (=局所力学)」である  $F(x, t)$  のアトラクタを対応づけ、このアトラクタを  $G(x, t)$  と書くことにする。以上の2つの写像をひとまとめにして「代謝モデル」と呼ぶ。

#### 4. Thom の理論

「代謝モデル」によって生物の発生過程はメタファーされたわけである。カエルの卵において原口陥入などの形態形成が起こっている場合、その最もきわだった特徴は、連続的な最初の状態から異質な組織の境界である、状態の不連続な部域が、ある特定の形態で出現するということであろう。「代謝モデル」に従えば、状態の不連続な部域は、その点における写像  $F$  が連続であるにもかかわらず、その点における状態をあらわす写像  $G$  が

不連続になっているような点である。個々の卵の個体差、環境の違いによって、卵の一つ一つに対して  $F$  は少しずつ異なったものである。しかしながら、自然における観察によれば  $F$  が少しずつ異なっているとしても、それに対応する  $G$  の不連続は定性的に、全体として同じ形態でなければならない。メタファーとして用いることが可能なのは、このような形態の安定性をもった代謝モデルである。

写像  $F$  をいろいろに変動させたものを考えると、それらに対応する  $G$  の不連続性のパターンが現れる。ある  $F$  で上に述べた形態の定性的安定性をもっているものが存在する。すなわち、ある特定の  $F$  があって、それを少し摂動したものの  $F + \Delta F$  を考えると、  $\Delta F$  が十分小さければ、どのような  $\Delta F$  であっても  $F + \Delta F$  に対応する  $G$  はもとの  $F$  に対応するものと全体として同じ「形態の不連続性」を持つのである。

「代謝モデル」においては局所的な状態を支配するメカニズム (=局所力学) として力学系を考えたが、このかわりに  $M$  上のポテンシャル関数を考えることもできる。その点における状態はポテンシャルを最小にするような  $M$  の点によって代表されると考えるのである。  $C^*(M)$  を  $M$  上のポテンシャル関数から成る集合とすると「代謝モデル」と同じようにして写像

$$P: D \times T \rightarrow C^*(M)$$

を考えることができる。この写像のことを「静モデル」と呼ぶ。アトラクタの不連続な変化に対応するのは最小点の不連続な変動である。関数空間において、最小点の不連続な変動のパターンを調べることによって、形態の安定性をもつような  $G$  の不連続性のパターンとして、いくつかの基本的なパターンをあげることができる。このうち最も簡単な「カスプ」を使ってカエルの原口陥入に相当するようなメタファーを構成することができるのである (参考文献 2) 参照)。しかしながら、Thom のモデルには、実験的検証を受け付けないという難点があった。また、本来、卵の成長は何らかの法則に基づいているべきものであって恣意的な写像だけでは説明されたいは言い難いという批判もある。これに対してもう一步踏み込んで生物学により近づいたモデルを構成することが可能であるので、これについて述べることにする。

## 5. 保存則 (conservation law)

空間の座標を  $x=(x_1, x_2, x_3)$ , 時間の座標を  $t$  で表わす. ある物質が空間内に分布しているとする. 分布の密度を  $u$  と書くことにする.  $u$  は空間と時間の関数である. すなわち,  $u=u(x, t)$ . この物質の空間内での「流れ」を  $J=(J_1(x, t), J_2(x, t), J_3(x, t))$  で表わす.  $(x, t)$  を考えれば  $J(x, t)$  は, 点  $x$  における時刻  $t$  における「流れ」をあらわす3次元のベクトルである. 空間  $R^3$  の中の境界がなめらかな領域  $D$  を考える. 時刻  $t$  における  $D$  内の物質の総量は

$$\int_D u(x, t) dx_1 dx_2 dx_3$$

で与えられる. この領域から流出する流出量は単位時間当たり

$$\int_{\partial D} J(x, t) \cdot n(x, t) ds$$

で与えられる. ここで  $n(x, t)$  は  $\partial D$  の外向きの単位法線ベクトルである.  $J$  がなめらかであれば, この積分はストークスの公式によって  $D$  上の積分

$$\int_D \operatorname{div} J(x, t) dx_1 dx_2 dx_3$$

に等しい. 流入速度が物質の総量の変化率に等しいから方程式

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \int_D u(x, t) dx_1 dx_2 dx_3 \\ + \int_D \operatorname{div} J(x, t) dx_1 dx_2 dx_3 = 0 \end{aligned}$$

が成立する. この方程式は領域  $D$  がどんなものであっても成立するから, 積分記号をとりぞいた方程式

$$\frac{\partial}{\partial t} u(x, t) + \operatorname{div} J(x, t) = 0$$

がほとんどすべての点においてみたされる. この方程式は流入した物質がその領域内の総量変化に寄与するという意味で物質の保存をあらわしているので保存則と呼ばれている. これはほとんどすべての自然現象にあてはまる重要な方程式である.

## 6. 1次元の保存則

空間の次元が1次元の場合の保存則について考えよう. 流れの関数  $J(x, t)$  は,  $(x, t)$  に関する関数であるが, 物理的な意味を考えれば,  $(x, t)$  における物質の濃

度  $u(x, t)$  に依存しているものと考えてもよいであろう. ここで,  $J$  は  $u$  だけの関数になっていると仮定しよう.  $J$  の値は,  $(x, t)$  における  $u$  の値だけで決まり,  $(x, t)$  との関係は,  $u$  を媒介としているものとするのである. 式で書けば, ある関数  $f: R \rightarrow R$  があって,

$$J(x, t) = f(u(x, t))$$

となっているとするのである. このような場合について保存則を書きなおすと  $\operatorname{div} f(u) = (\partial/\partial x) f(u)$  であるから,

$$\frac{\partial}{\partial t} u(x, t) + \frac{\partial}{\partial x} f(u(x, t)) = 0 \quad (1)$$

という方程式になる. この方程式は合成関数の微分を実行すれば,

$$\frac{\partial u}{\partial t}(x, t) + a(u) \frac{\partial u}{\partial x} = 0 \quad (2)$$

となる. ただし  $a(u) = f'(u)$  とおいた. この形の方程式は仮似線型 (quasi-linear) と呼ばれている. 後で  $u$  は何らかの生化学物質の濃度,  $f$  がその物質の移動量であるとして形態形成モデルを構成する.  $u$  が生物学的な意味をもっているとするれば, その流量はその活性の大きさを示すものである. したがって  $f$  と  $u$  の関係は比例関係ではなく, 図1のようにになっているとしてもおかしくはない.

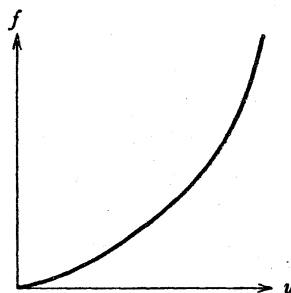


図 1

次のような仮定を設ける. 正の定数  $\varepsilon$  が存在して,

$$a'(u) = f''(u) \geq \varepsilon > 0 \quad (3)$$

が成り立つ. 仮定 (3) のもとで方程式 (2) のコーシー問題を考えよう. コーシー問題というのは, ある関数  $\phi: R \rightarrow R$  が与えられたとき, この関数を初期値とするような解  $u$  を求める問題である. つまり (2) をみたす関数  $u(x, t)$  で,  $u(x, 0) = \phi(x)$  となるものを求める問題である (図2).

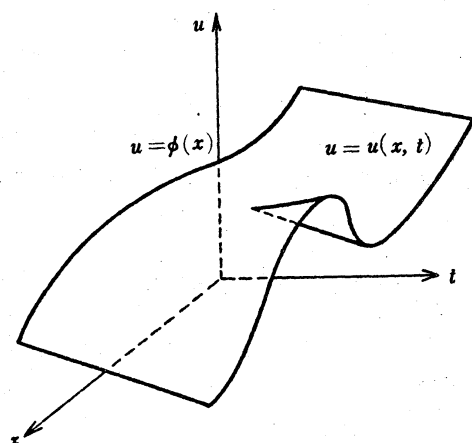


図 2

### 7. 衝撃波

初期値  $\phi: \mathbf{R} \rightarrow \mathbf{R}$  としてなめらかな関数を与えたとしても、方程式 (2) の解  $u$  は必ずしもなめらかなものとして得られるとは限らない。しかしながら、問題の起源に帰って考えれば  $u$  としては必ずしもなめらかな関数ではなくても、積分したものが意味のある関数であれば

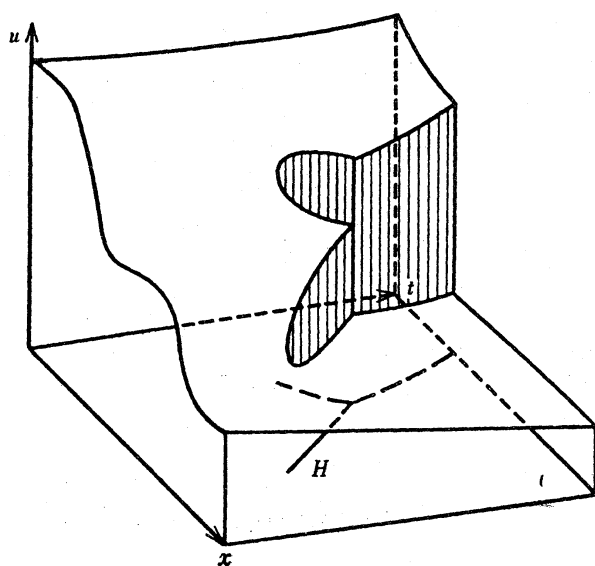


図 3

よいわけである。われわれは  $u$  に対して「なめらかな不連続性」をゆるすことにしよう。「なめらかな不連続性」とは次のような意味である。  $x-t$  平面内になめらかな弧からなる集合  $H$  があって、  $u$  は  $H$  において不連続であるが、  $H$  の各々の弧に対して、その両側からの  $u$  の極限が存在してなめらかである (図 3)。

次に、不連続性のある関数  $u$  が方程式 (2) をみたすということの意味を明らかにしておかなければならない。  $u$  は物質の濃度をあらわすと考えていたのであるから、ある領域で積分したものがちゃんとした値として定まるようなものであればよい。したがって超関数 (distribution) の意味で方程式 (2) をみたす、すなわち半平面  $t > 0$  の中にコンパクトなサポートをもつ任意のなめらかなテスト関数  $\chi(x, t)$  に対して

$$\int \left( u \frac{\partial \chi}{\partial t} + f(u) \frac{\partial \chi}{\partial x} \right) dx dt = 0$$

となるものであるとして定義しておく。「なめらかな不連続性」しか持たない関数  $u$  に対しては、この意味で解になるということと次の 2 つの条件をみたすことが同値になる。

1)  $\mathbf{R} \times (0, \infty) - H$ , すなわちなめらかな部分において方程式 (2) をみたす。

2)  $H$  においては弧を  $t$  によって  $(\gamma(t), t)$  と媒介変数表示したとき

$$\frac{d\gamma(t)}{dt} = \frac{f(u_1) - f(u_2)}{u_1 - u_2} \quad (4)$$

をみたす。ただし  $u_1, u_2$  はそれぞれ  $(\gamma(t), t)$  における右側および左側からの  $u$  の極限值である。

以上のように解の意味を定める。  $S(\mathbf{R})$  を  $\mathbf{R}$  上の急減少な  $C^\infty$  関数  $\phi: \mathbf{R} \rightarrow \mathbf{R}$  のなす空間とする。急減少

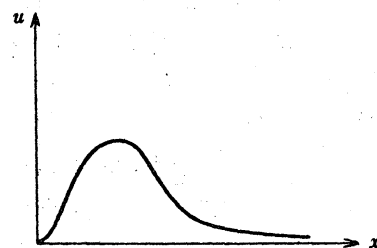


図 4

とは任意の整数  $k$  に対して  $\lim_{x \rightarrow \pm\infty} x^k \phi(x) = 0$  という意味である。このとき次の定理が成り立つ。

**定理**  $S(\mathbf{R})$  のほとんどすべての  $\phi$  に対しては、 $\phi$  を初期値とする「なめらかな不連続性」をもつ解  $u$  がただ一つ存在する。

なめらかな初期値から出発する解がある時点において不連続性を生成するのである。このメカニズムについて少し説明しておこう。初期値  $\phi$  として図4のような、つり鐘状の関数を考えよう。方程式(2)に対して、基礎特性曲線と呼ばれる  $x-t-u$  空間内の曲線が定義される。われわれの場合には、 $(x_0, 0, u_0)$  を通る基礎特性曲線は  $t$  をパラメータとして

$$x = x_0 + a(u_0)t, \quad t = t, \quad u = u_0$$

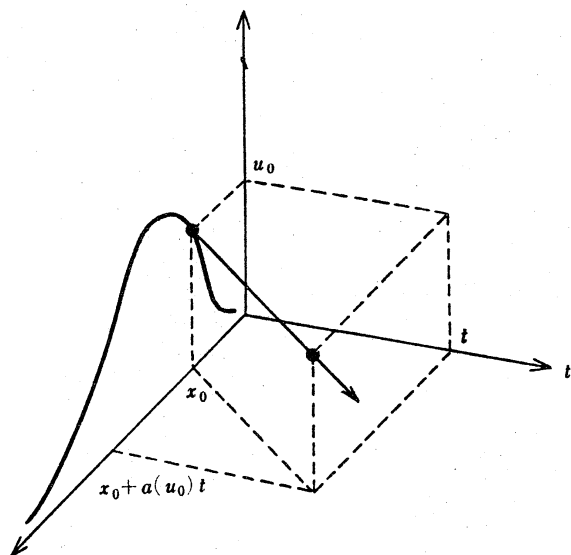


図 5

と表示される直線である(図5)。そして、初期値  $\phi$  から出発する解は初期値のグラフ上の点  $(x_0, 0, \phi(x_0))$  を通る基礎特性曲線に沿って進行して行くということが知られている(図6)。 $u$  の値に応じてその点の進行する速度が  $a(u)$  で与えられるのである。図7からもわかるように、こうして進行して行った解はオーバーハングして一価の関数ではあり得なくなる。多価となったグラフを条件(4)をみたすように図8のように斜線部を切りとって「なめらかな不連続性」をもつ解が得られるのである(図9)。

今かりに  $x$  が空間の座標であり、 $u$  が気体の密度を

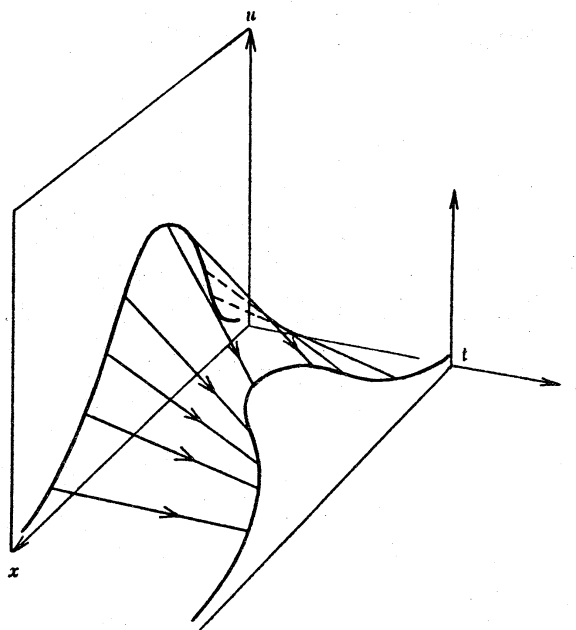


図 6

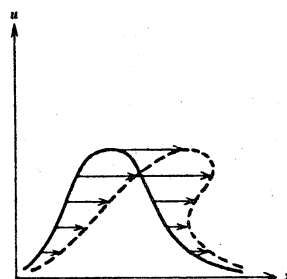


図 7

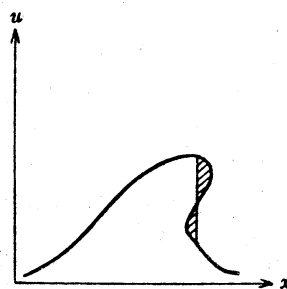


図 8

あらわすものとすれば、ある時点において密度の不連続点が出現し、それが伝播して行くという現象になる。このような現象は衝撃波と呼ばれている。

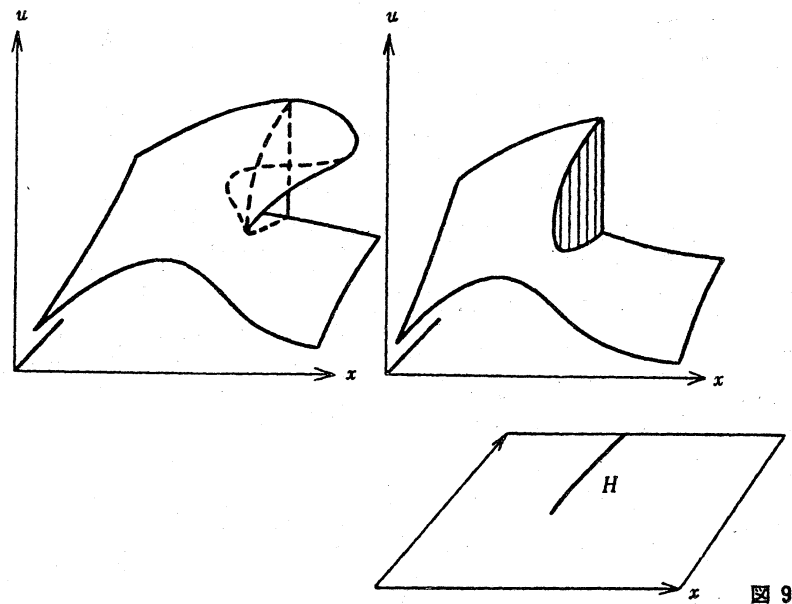


図 9

### 8. 保存則と静モデル

衝撃波の生成の状況の図9をながめていると、これがカスプカタストロフに対して「マクスウェルの規約」を適用したときの状況に酷似していることに気がつく（参考文献 3）参照）。実際、初期値  $\phi$  が与えられたとき、それに応じて  $\mathbf{R} \times T$  上の静モデル

$$F: \mathbf{R} \times T \rightarrow C^\infty(\mathbf{R})$$

を構成することができて、しかも、この静モデルに「マクスウェルの規約」を適用したものが解に一致するのである。 $(x, t)$  に対応づけられている関数  $F(x, t)$  は  $\mathbf{R}$  上の関数であるが、この関数の値を最小にするような点を  $u$  とすると  $u$  は  $(x, t)$  の関数となる。これを  $u(x, t)$  とすると、これが「なめらかな不連続性」をもつ解に一致するのである。参考までに  $F$  の形を具体的に記しておく。

$$F(x, t)(u) = - \int_0^u a'(u) \phi(x - a(u)t) du \\ + u \cdot a(u) - f(u).$$

### 9. 球面上の方程式

カエルの発生に関する方程式を立てるためにもう一歩進めよう。カエルの卵は複雑な形態形成を行なう前は、球と見なしてよいであろう。発生の初期においては卵の表面における変化が主であるので球面上で偏微分方程式

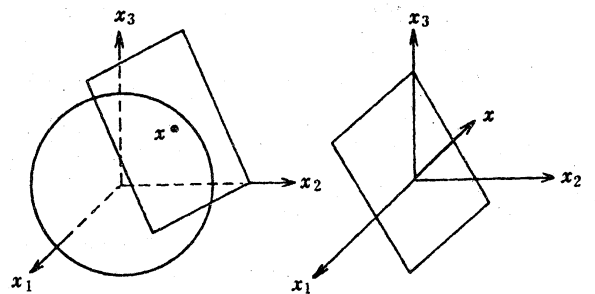


図 10

を立てることを考える。

簡単のため球面  $S^2$  は  $\mathbf{R}^3$  の中の単位球面すなわち

$$S^2 = \{x \in \mathbf{R}^3 \mid x_1^2 + x_2^2 + x_3^2 = 1\}$$

としよう。 $x$  を  $S^2$  の一点としたとき、 $x$  における接ベクトル空間は、 $x$  をベクトルとみなしたときに  $x$  に垂直なベクトルから成るベクトル空間である（図 10）。球面  $S^2$  上の関数  $b: S^2 \rightarrow \mathbf{R}$  に対して、勾配ベクトル場  $\nabla b$  を次のように定義する。 $S^2$  の点  $x$  に対して、 $x$  に

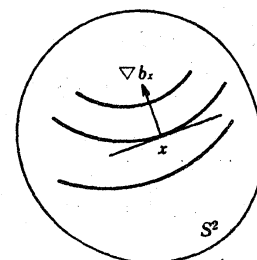


図 11

おける接ベクトルのうちで、関数  $b$  の等高線に直交しているもので、長さがこのベクトルの方向に関する  $b$  の変化率にあたるベクトルを対応させる。このベクトルを  $\nabla b_x$  と書く。ベクトル場  $\nabla b$  は  $S^2$  の各々の点  $x$  に対して接ベクトル  $\nabla b_x$  を対応させる写像である(図11)。

発生初期の卵において「動物極—植物極」の勾配があることはよく知られている。関数  $b: S^2 \rightarrow \mathbf{R}$  をこのような勾配に対応しているものとしよう。  $b$  は動物極で  $-1$  をとり植物極で  $+1$  をとるような関数である。  $f$  は(1)におけると同じように  $f''(u) \geq \varepsilon > 0$  となるものとする。たとえば  $f(u) = (1/2)u^2$  をとればよい。球面上の微分方程式を次のように与える。

$$\frac{\partial u}{\partial t} + \langle \nabla f(u), \nabla b \rangle = 0 \quad (5)$$

ただし  $\langle, \rangle$  はベクトルの内積をあらわす。この方程式の意味は  $u$  の時間変化率は、物質の流れの  $b$  の勾配方向の成分を  $b$  の勾配の大きさに増幅した量に等しいということである。

この方程式に対して、初期値  $\phi: S^2 \rightarrow \mathbf{R}$  を図12-1において等高線で示すように動物極付近の背中あたりに最大となり、植物極付近で最小となるようなものを与える。

方程式(5)は球面上の方程式であるが、次のような座標変換をほどこすことによって方程式(2)の族(family)を考えたものであるということが知られている(参考文献4))。

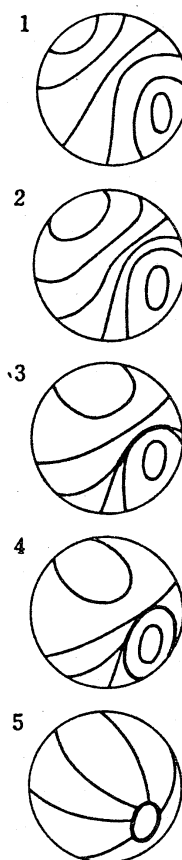
ベクトル場  $\nabla b$  の積分曲線は球面上で「経線」になっている。球面の「北極」と「南極」をとり除いて「メルカトル図法」のように座標を変換するのである。このとき経線は直線になるが、この直線の上で方程式を書きかえれば(2)の形になるのである。したがって前に述べた方法で方程式を解くことができ、さらにこれに対して「静モデル」を構成することができる。

$(S^2 - (\{\text{北極}\} \cup \{\text{南極}\})) \times T \xrightarrow{\text{座標変換}} S^1 \times \mathbf{R} \times T \xrightarrow{\text{静モデル}} C^\infty(\mathbf{R})$   
「北極」と「南極」の付近では不連続は出現しないので適当に修正すれば静モデル

$$S^2 \times T \rightarrow C^\infty(\mathbf{R})$$

が得られる。このモデルに「マクスウェルの規約」を適用すれば「なめらかな不連続性」をもつ解が得られるのである。

図12



初期値  $\phi$  に対して方程式(5)を解けばある時点において不連続点が出現し、不連続点から成る集合が図12のように、あたかもカエルの卵の原口陥入のような形態を形成するのである。しかも、この解は上で構成されるような静モデルに「マクスウェルの規約」を適用したものに一致しており、その不連続面はこの静モデルの「カタストロフ集合」になっているのである。さらにこの方程式と解は動物植物の勾配である  $b$ 、関数  $f$ 、初期値が多少くらい異なっても定性的に同じ形態のカタストロフを形成するのである。このことは生物の発生における環境の違いや個体差があっても定性的には全体として同様な形態形成を行なうという事実と符合しているのである。

#### 参考文献

- 1) ウォディントン：生命の本質，岩波書店
- 2) 岩波講座：現代生物科学17，第5章 形態形成の数理
- 3) 数理科学：'74 12月号，特集「力学系とカタストロフ」
- 4) S. Ushiki: A partial differential equation for a model of morphogenesis, Proceedings of the Japan Academy 1975

(うしき・しげひろ，京都大学理学部)